大尺度脑网络交互支持内外部指向的认知

辛斐 [1] 谢超 [1] 雷旭 [2*]

([1] 电子科技大学生命科学与技术学院, 神经信息教育部重点实验室, 成都 611731)

([2] 认知与人格教育部重点实验室(西南大学); 西南大学心理学部, 重庆 400715)

通讯作者: 雷旭, E-mail: xlei@swu.edu.cn

摘 要 大量神经成像研究表明，人脑的高级认知功能不是由单个脑区负责的，而是通过多个与认知活动相关的脑区构成的特异性脑网络的协同活动来实现的。其中，额顶控制网络动态调控默认网络和背侧注意网络之间的信息交互，受到了很多研究者的关注。背侧注意网络主要负责外部自上而下的注意导向、视觉空间知觉等功能，默认网络主要负责内部注意指向的和自我参照的认知加工。根据当前任务对个体注意指向的要求，额顶控制网络灵活地选择与默认网络或背侧注意网络耦合或解耦合，从而更高效地分配注意资源。目前，在三个大尺度脑网络的脑区分布、功能分工和交互关系上仍存在争议有待进一步揭示。未来研究需要对三个脑网络进行更精确的功能定义，进一步探索网络内部各个亚网络的功能角色，同时借助效应连接的手段考察网络内部和网络间信息传递的方向性和动态性，从而更深入理解默认网络、背侧注意网络和额顶控制网络在内外部注意指向的认知活动中信息交互的神经机制。

关键词 脑网络；额顶控制网络；默认网络；背侧注意网络

1 引言

人类的日常活动涉及到多方面的高级认知功能，例如注意、知觉、工作记忆、想象、计划、决策和推理等。大量脑成像证据表明，人脑具有模块化的组织结构，自发地组织成不同的大尺度脑网络。人脑的这些高级认知功能不是由单个脑区负责的，而是通过多个与认知活动相关的脑区构成的特异性脑网络的协同活动来实现的(Bressler & Menon, 2010)。其中，一对反相关脑网络受到广泛关注：任务正网络(task-positive network, TPN)，以及任务负网络(task-negative network, TNN)即默认网络(default network，DN)。在很多目标导向的任务中，这两个网络的神经活动呈现负相关的拮抗关系：一个网络的活动升高，伴随着另一个网络活动的下降(Gao & Lin, 2012; Spreng, Stevens, Chamberlain, Gilmore, & Schacter, 2010)。

在执行外部注意指向的特定任务时，任务正网络呈现正激活。该网络包含的主要脑区有背外侧前额叶皮层(dorsal lateral prefrontal cortex, DLPFC)、前扣带皮层(anterior cingulate cortex，ACC)、后侧顶叶皮层(posterior parietal cortex, PPC)、顶内沟(intraparietal sulcus, IPS)、额上回、前眼野(frontal eye field，FEF)，以及额叶-脑岛联合皮层(M. D. Fox et al., 2005)。根据主要功能特

点的不同，这些区域又被划分为不同的认知网络，主要包括：额顶控制网络(frontal parietal control network，FPCN)和背侧注意网络(dorsal attention network，DAN)等。一般在执行高级认知任务时，这两个认知网络会同时被激活，通过协调与配合来完成指定任务。默认网络是人脑在静息状态下，某些功能比较活跃的脑区所构成的脑网络(Raichle et al., 2001)。在内部注意指向(internally-directed attention)的任务中，默认网络呈现正激活，而在外部注意指向(externally-directed attention)的任务中，其活动通常被当作噪音，干扰目标活动的完成，该网络表现为去激活来压制任务无关想法的干扰(Buckner et al., 2008; Wen, Liu, Yao, & Ding, 2013)。

根据最近的理论，额顶控制网络通过发出自上而下的(top-down)的信号来调控背侧注意网络和默认网络的活动(Cole et al., 2013; Nico UF Dosenbach, Fair, Cohen, Schlaggar, & Petersen, 2008)。Vincent 等人(2008)发现，额顶控制网络在解剖结构上位于默认网络和背侧注意网络之间，起着整合背侧注意网络和默认网络之间的信息交互的作用。此外，Spreng 等人(2013)通过图论的方法，进一步证明了额顶控制网络在“功能上”对默认网络和背侧注意网络之间的动态平衡进行调控。额顶控制网络与背侧注意网络和默认网络之间的功能交互关系取决于个体的注意指向：在外部注意指向的任务中，额顶控制网络抑制来自默认网络的噪声干扰，而与背侧注意网络功能耦合；在内部注意指向的任务中，额顶控制网络则选择与默认网络合作，与背侧注意网络解耦合(Gao & Lin, 2012; Spreng et al., 2010; Wen et al., 2013)。

本综述主要围绕以下几个方面进行阐述：第一，默认网络、背侧注意网络和额顶控制网络的神经解剖和功能；第二，不同注意指向的任务中，默认网络、额顶控制网络和背侧注意网络这三个大尺度脑网络之间的功能关系，特别是额顶控制网络和默认网络的关系；最后，对这三个网络研究中存在的问题进行阐述，并在此基础上对未来研究进行展望。

2 默认网络、背侧注意网络和额顶控制网络的神经解剖及功能

2005 年 Fox 等人指出，在静息状态下人脑就被自发地组织成两个反相关的功能系统：一个是负责各种目标指向任务的区域的集合，被称为任务正网络；另一个是在目标指向任务中通常表现为活动下降的任务负网络，即默认网络。两个网络活动的时间序列呈现明显的反相关，一个网络的活动增强，另一个网络的活动就降低。Fox 还发现，不论任务状态还是静息状态，任务正网络和默认网络的神经活动都表现为反相关，在执行特定认知任务时，任务正网络的活动升高，默认网络的活动下降，并且随着任务注意要求的增加，这种反相关表现得更加显著；而在无任务的清醒及静息状态时，任务正网络的活动降低，默认网络的活动升高(M. D. Fox et al., 2005)。随着脑网络研究的深入，目前发现任务正网络至少包含三个子网络：背侧注意网络，额

顶控制网络和扣带鳃盖网络(Power et al., 2011)。并且，在目标指向的任务中，默认网络并不总是处于活动抑制状态(Spreng et al., 2010)。Fox 等人对这一拮抗关系的描述最近也遭受某些研究者的质疑(Matthew L. Dixon et al., 2017)，但对于研究默认网络、背侧注意网络和额顶控制网络的神经解剖和功能仍然具有重要的指导意义。

2.1 内部指向的认知与默认网络

2001 年，Raichle 提出静息状态(resting-state)脑的默认模式假说，认为：人类大脑在无特定任务的清醒、静息状态下就存在有组织的脑区功能活动，而在参与需要注意(attention-demanding)或者目标导向(goal-directed)的任务时这些区域的活动会出现短暂的下降，即这些区域呈负激活状态，并且其负激活程度会随任务的认知难度增高而增大，简单的运动及视觉任务对其活动程度影响较弱。Raichle 将这种状态命名为默认模式(default mode)，并将这些在休息状态时神经活动更高的区域组成的网络称为默认模式网络(default mode network)(Raichle et al., 2001)。该网络包含的主要脑区有：内侧前额叶皮层(medial prefrontal cortex，MPFC)、后扣带回/压后皮质(posterior cingulate cortex/retrosplenial cortex, PCC/Rsp)及两侧顶下小叶(inferior parietal lobule，IPL)等(Buckner et al., 2008)，如图 1 所示。默认网络被认为负责内部指向的和自我参照的认知加工，例如思维漫游、自传体记忆检索、想象未来以及心理理论等(Andrews-Hanna, 2012; Spreng & Grady, 2010)。在外部注意指向(externally-directed attention)的任务中，一般认为默认网络的活动与当前任务或刺激无关的想法有关，所以默认网络的活动通常被认为是噪音，干扰目标活动的完成，而默认网络表现为去激活来抑制任务无关想法的干扰(Buckner et al., 2008)，失败的去激活常导致注意力不集中、差的任务表现甚至精神疾病(Weissman, Roberts, Visscher, & Woldorff, 2006)。大量研究发现，神经精神疾病患者在完成外部注意指向的任务时通常表现为默认网络抑制不足，如阿尔茨海默病(Alzheimer's Disease, AD)、抑郁症(Major Depressive Disorder, MDD)、精神分裂症(Schizophrenia)等都可以反映到默认网络的改变，用默认网络来鉴别患者与正常人有较高敏感性(Anticevic et al., 2012)。最近的一些证据暗示，默认网络活动的异常，可能源于额顶控制网络对它自上而下调控功能的异常(Anticevic, Repovs, & Barch, 2013; Kaiser, Andrews-Hanna, Wager, & Pizzagalli, 2015; Menon, 2011; Mulders, van Eijndhoven, Schene, Beckmann, & Tendolkar, 2015)。

2.2 外部指向的认知与背侧注意网络

为了更好地适应生存环境，人类必需快速地筛选出跟目标相关的信息。根据行为学、脑成像、脑损伤和电生理的研究结果，基于目标的对感觉信息的选择是由背侧注意网络来完成的。

背侧注意网络的主要节点包括顶内沟(intraparietal sulcus, IPS)、额上回与前眼野(frontal eye field，FEF)(见图 1)。该网络主要负责目标指向自上而下(top-down)的注意导向、视觉空间知觉等功能，当引起个体集中注意力的外部刺激出现时，该网络的活动显著增强(Maurizio Corbetta, Patel, & Shulman, 2008; M. Corbetta & Shulman, 2002; M. D. Fox, Corbetta, Snyder, Vincent, & Raichle, 2006) 。背侧注意网络能够基于内部目标或者预期来选择感觉信息，并且把这些感觉信息与恰当的运动反应联系起来。这种形式的选择被称为"目标驱动的"，用来强调这个自上而下(top-down)的信息加工方式。此外，根据当前的目标要求，背侧注意网络和另一个负责自下而上(bottom-up)的新异刺激检测的腹侧注意网络(ventral attention network)动态交互，来完成注意加工过程(Maurizio Corbetta et al., 2008; M. Corbetta & Shulman, 2002; M. D. Fox et al., 2006; Vossel, Geng, & Fink, 2014)。

2.3 注意资源的分配与额顶控制网络

2008 年，Vincent 等人报告了第三个功能系统—额顶控制系统，解剖上位于默认网络和背侧注意网络交叉的脑区(见图 1)。由此推测，额顶控制网络可能接收来自两个反相关网络的信息，并进行重新分配(Vincent et al., 2008)。2013 年，Spreng 等人通过图论的方法，进一步证明额顶控制网络在"功能上"对默认网络和背侧注意网络之间的信息平衡进行动态调控，而且 Spreng 发现额顶控制网络内部包含三种不同类型的节点：默认网络匹配区(default-aligned)、背侧注意网络匹配区(dorsal attention-aligned)和双匹配区(dual-aligned)。在调控网络间交互时，这三类节点各自扮演不同的角色(Spreng et al., 2013)。额顶控制网络主要节点包括背外侧前额叶皮层、后侧顶叶皮层、背侧前扣带回(dorsal anterior cingulate cortex，dACC)，该网络对工作记忆、注意控制、情绪调节、判断和决策行为起到重要的调控作用。近几年，越来越多证据表明额顶控制网络在认知控制中扮演中心地位(Cole et al., 2013; Cole & Schneider, 2007)，并且根据任务要求灵活地选择与"任务相关网络(task-related network)"进行活动的耦合，而抑制"任务无关网络(task-unrelated network)"的活动。额顶控制网络这种自上而下的认知控制功能有助于大脑将注意集中在目标任务相关的信息上，而抑制任务无关相关信息的干扰，从而保证注意资源的合理分配，高效地完成当前任务(Smallwood, Brown, Baird, & Schooler, 2012; Wen et al., 2013)。在涉及执行控制机制的任务中，额顶控制网络活动的下降会导致较高的注意力分散(Campbell, Grady, Ng, & Hasher, 2012)。

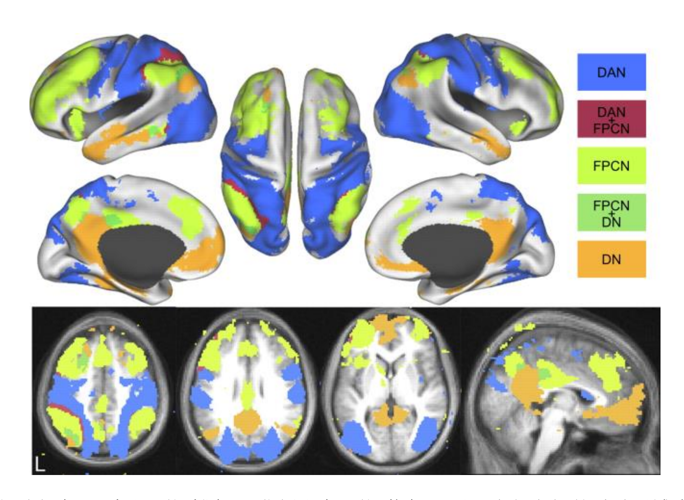


图 1 额顶控制网络(浅绿色)、默认网络(橙色)、背侧注意网络(蓝色)，以及它们之间的重叠区域(转自 Vincent et al., 2008)

3 额顶控制网络调控默认网络和背侧注意网络之间信息交互的动态平衡

先前的理论认为，额顶控制网络通过发出自上而下的信号来调控其它脑区的活动(N. U. Dosenbach et al., 2006)，收到这些调控信号的主要是任务正网络的区域，任务负网络通常不被考虑。然而，越来越多证据表明，默认网络的活动并不是自发进行的，同样受到额顶控制网络自上而下的神经调控。

Wen 等人(2013)通过记录被试执行视觉空间注意任务时的功能核磁数据，分析了任务控制网络(主要脑区包括：DLPFC 和双侧前脑岛)和默认网络间的格兰杰因果交互作用(Granger Causal Interactions)与行为表现之间的关系。结果发现，从任务控制网络到默认网络的因果效应与任务表现正相关，从默认网络到控制网络的因果效应则与任务表现负相关。这些证据表明，在执行视空注意任务时，从任务控制网络发出的自上而下(top-down)的信号调控着默认网络的活动，进而提高个体的行为表现；然而，从默认网络到控制网络的信号则可能是噪音，干扰任务控制，导致任务表现下降。此外，Spreng 等人(2011)分析了老年人和年轻人在完成内部注意指向的自传体规划任务和外部注意指向的视空规划任务时，额顶控制网络、背侧注意网络和默认网络的活动强度以及网络间功能交互上的差异。结果发现：在网络激活上，相对于年轻人，老年人在完成视空规划任务时，默认网络表现为失败的去激活；在网络间功能交互上，年轻人在执行视空规划任务时，额顶控制网络与背侧注意网络耦合，在执行自传体规划任务时，额顶控制网络与默认网络耦合，然而，老年人在完成自传体规划和视空规划任务时，额顶网络与默认网络都表现出较强的正相关，即在完成视空规划任务时，默认网络的活动并没有成功从额顶控制网络上解耦合。因此，Spreng 认为，默认网络去激活的失败可能并不代表默认网络自身的功能障碍，因为老年人在自传体规划任务中默认网络激活仍是正常的，老年人执行视空规划任务时默认网络去激活失败可能是由于网络间交互作用的降低，以及对于变化的任务要求额顶控制网络动态

调控范围的减少。临床上，默认网络和额顶控制网络之间的功能连通性破坏通常被认为是默认网络功能失调的基础(Anticevic et al., 2012)。

总之，基于当前任务对个体注意指向的要求，额顶控制网络选择性地与任务相关的网络功能耦合，而压制任务无关网络的活动。根据当前认知活动对个体注意资源流向的要求，可以将其分为外部注意指向(externally-directed)的加工和内部注意指向(internally-directed)的加工两类。外部注意指向的认知加工，例如视觉搜索任务、物理刺激的工作记忆任务等，这类任务要求个体将注意集中到一些外部环境中的物理刺激上，而减少内部无关想法对注意资源的占用，因此需要背侧注意网络积极参与，抑制默认网络的活动。内部注意指向的认知加工，例如，思维漫游、自传体规划任务、心理理论等，在完成此类任务时，个体将知觉从外部刺激上解耦，而将意识流集中在内部的、自我相关的心理加工上，因此主要是默认网络在负责，背侧注意网络的活动则要被抑制。

3.1 外部注意指向的加工

大量证据表明，在外部注意指向的任务中，额顶控制网络和背侧注意网络活动增强，默认网络活动下降，额顶控制网络和默认网络之间表现为功能对抗。Newton 等人(2011)研究了默认网络和工作记忆网络(即额顶控制网络)之间的功能连通性随工作记忆负荷的变化，结果发现在执行字母工作记忆任务时，默认网络和额顶控制网络的活动模式呈现反相关，并且，随着任务负荷的增加，默认网络的节点—后扣带背侧与额顶控制网络之间的反相关随之增加。Xin 等人(2015)发现，相对于静息状态，个体在执行外部注意指向的社会工作记忆任务时，额顶控制网络与背侧注意网络表现出增强的正相关，而与默认网络表现出增强的反相关，并且随着社会负荷的增加，网络间的连接也随之增强。此外，Gordon 等人(2012)和 Sambataro 等人(2010)采用经典的字母和数字工作记忆范式，以及 Ossandon 等人(2011)使用改编的经典视觉搜索测试都发现，在执行任务过程中，默认网络活动被抑制，控制网络活动增强，两个网络的活动模式呈现反相关。总之，在外部注意指向的加工中，额顶控制网络与任务相关网络（即背侧注意网络）功能合作，而与任务无关网络（即默认网络）功能对抗，来保证注意资源最高效分配。

3.2 内部注意指向的加工

然而，随后的一些研究发现额顶控制网络和默认网络的活动模式并不总是反相关的。在一些任务条件下，额顶控制网络和默认网络共同激活，背侧注意网络活动下降，额顶控制网络和默认网络表现为功能耦合。这些任务包括：自传体规划(Kathy D. Gerlach, R. Nathan Spreng, Kevin P. Madore, & Daniel L. Schacter, 2014; Spreng et al., 2010)，未来问题解决(Gerlach, Spreng, Gilmore,

& Schacter, 2011)，创造性想法的产生(Beaty, Benedek, Kaufman, & Silvia, 2015; Beaty, Benedek, Silvia, & Schacter, 2016)，记忆检索(Fornito, Harrison, Zalesky, & Simons, 2012)，思维漫游(Christoff, Gordon, Smallwood, Smith, & Schooler, 2009; K. C. Fox, Spreng, Ellamil, Andrews-Hanna, & Christoff, 2015)，社会工作记忆(Meyer, Spunt, Berkman, Taylor, & Lieberman, 2012)等。并且，额顶控制网络和默认网络之间的耦合程度与个体的任务表现呈现正相关(Fornito et al., 2012)。

Christoff 等人(2009)采用经验采样法(experience sampling)进行了一项 fMRI 研究，发现被试在进行任务无关思考/思维漫游(task unrelated thought /mind wandering)时，除默认网络的相关区域激活外，执行控制系统的一些区域（例如：ACC 和 DLPFC）也被激活。同时，当被试报告没意识到自己在走神（此时走神的程度更深）时，其默认网络和执行网络的神经参与度比报告有意识到自己走神时更高。这一发现打破了先前人们所假设的这两个脑网络是功能对立的观点，说明个体发生思维漫游时，可能需要执行控制网络和默认网络的功能合作。此外，Gerlach 等人(2011)在研究中要求被试根据模拟的心理场景进行问题解决（例如，用肥皂把朋友的戒指从自己手上取下来），结果发现，在模拟的过程中默认网络的核心区域和负责执行控制的背外侧前额叶皮层共同激活，并且功能连通性分析显示，默认网络和额顶控制网络呈正相关。之后，Gerlach 等人的另一个研究检测了被试在过程模拟和结果模拟时的神经活动，过程模拟要求被试想象自己为实现一个目标所经历的步骤，结果模拟要求被试想象与实现的目标相关的几个事件。结果发现，在过程模拟时，默认网络和额顶控制网络同时被激活，而且两者的活动模式是正相关的(Kathy D Gerlach, R Nathan Spreng, Kevin P Madore, & Daniel L Schacter, 2014)。

尽管先前大多工作记忆的研究表明，在执行工作记忆任务时，额顶控制网络和默认网络是功能对抗的关系(Gordon et al., 2012; Newton et al., 2011; Sambataro et al., 2010)，但最近研究发现，在执行内部注意指向的工作记忆任务时，额顶控制网络和默认网络共同被激活。Meyer 等人(2012)发现，在被试完成延迟反应的社会工作记忆任务时，额顶控制网络和默认网络的活动都随着社会负荷的增加而呈现线性增强。Meyer 等人研究中的社会工作记忆任务既包含工作记忆加工也涉及到社会认知加工，因此，除了激活额顶控制网络来支持工作记忆任务外，还需要依靠另一个网络来参与社会认知加工。研究表明，社会认知激活的脑区跟默认网络是重叠的(Mars et al., 2012)。因此在完成社会工作记忆任务时，默认网络和额顶控制网络同时激活。此外，Koshino 等人(2014)让被试完成一个言语工作记忆任务，任务包含准备和执行两个阶段，研究者分别分析了被试在完成每个阶段时额顶控制网络和默认网络的活动情况。结果发现，在工作记忆的准备阶段，额顶控制网络和默认网络的核心区域都被激活，而在工作记忆的执行阶段，额顶控制网络显示正激活，默认网络则显示负激活。这个研究的创新之处在于他们将工作记忆划分为准备

和执行两个阶段：在准备阶段，被试可能需要对接下来的任务进行计划，这些计划涉及到前瞻记忆和情景记忆检索，此时就需要默认网络的参与支持；在执行阶段，被试则需要将注意资源集中到当前的外部任务上，此时默认网络的活动受到抑制。以上的研究证明，在内部注意指向的加工中，默认网络为任务相关网络，额顶控制网络与默认网络功能合作，来保证认知加工高效完成。

3.3 内外指向转换过程中三者的动态关系

额顶控制网络在解剖上位于默认网络和背侧注意网络交叉的脑区，并且被证明在“功能上”对默认网络和背侧注意网络间的信息平衡进行动态调控(Spreng et al., 2013; Vincent et al., 2008)。最近的理论认为，根据当前任务对个体注意指向的要求，额顶控制网络扮演一个关键的、把关者的角色，通过发出自上而下的信号同时调控默认网络和背侧注意网络的活动(Cole et al., 2013; Nico UF Dosenbach et al., 2008)。作为调控者，额顶控制网络灵活地选择与其中一个网络合作，而与另一个网络对抗，从而更好地将认知资源分配给进行中的任务。额顶控制网络与背侧注意网络和默认网络之间的这种功能关系主要取决于当前任务对被试注意指向的要求：在外部注意指向的任务中，额顶网络压制来自默认网络的噪声干扰，而与背侧注意网络功能耦合；在内部注意指向的任务中，额顶控制网络则选择与默认网络合作，而与背侧注意网络解耦合(Gao & Lin, 2012; Smallwood et al., 2012; Spreng et al., 2010)（见图 2）。

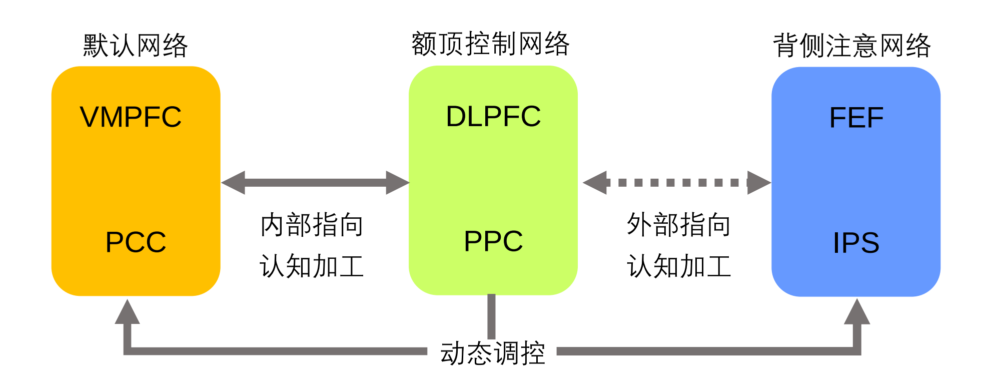


图 2 额顶控制网络动态调控默认网络和背侧注意网络的活动：内部指向的认知加工中，额顶控制网络与默认网络功能耦合；外部指向的认知加工中，额顶控制网络与背侧注意网络功能耦合。VMPFC，ventromedial prefrontal cortex；PCC，posterior cingulate cortex；DLPFC，dorsolateral prefrontal cortex；PPC，posterior parietal cortex；FEF, frontal eye fields；IPS，anterior intraparietal sulcus。

Spreng 等人(2010)的研究较直接地证明了额顶控制网络对默认网络和背侧注意网络的动态调控作用。该研究要求被试分别完成视觉空间规划任务和自传体规划任务：视觉空间规划任务要求个体将注意资源集中在外部刺激上，因此需要背侧注意网络的参与；自传体规划任务需要个体调用自我相关的信息，并且想象自身的未来情境，属于内部注意指向的加工，因此需要默

认网络的参与。同时，这两种认知任务都需要执行计划这一认知控制功能，所以它们都需要使用额顶控制网络发挥其自上而下的控制功能。该研究发现：在完成视觉空间规划任务时，额顶控制网络与背侧注意网络的活动模式表现出较强的正相关，而额顶控制网络和默认网络之间则呈现较强的负相关；在完成自传体规划任务时，额顶控制网络和默认网络的活动模式是正相关的，而额顶控制网络和背侧注意网络的活动模式则是负相关的。这些发现很好地证明了额顶控制网络能够根据任务类型的不同，灵活地选择与默认网络或者背侧注意网络合作，从而将注意资源更好分配，来完成当前任务。此外，Spreng 等人在他们的另一项关于老年人的研究中对此发现进行了重复验证。该研究同样让被试完成视觉空间规划任务和自传体规划任务，然后比较了年轻人和老年人在完成任务时网络交互的差异，最后在年轻被试身上发现了与上一研究相似的结果，即在执行视空规划任务时，额顶控制网络与背侧注意网络功能耦合，在执行自传体规划任务时，额顶控制网络与默认网络功能耦合(Spreng & Schacter, 2011)。之后，Gao 等人(2012)的研究也进一步验证了额顶控制网络的这种调控者角色。研究要求被试分别完成三个实验条件：静息态、手指敲击任务，以及观看自然类电影片段。结果发现：与静息条件相比，在完成手指敲击任务时，额顶控制网络与背侧注意网络之间表现出显著的正相关，而与默认网络负相关；相对于静息条件，在观看自然类电影片段时，额顶控制网络与默认网络之间表现出显著的正相关，而与背侧注意网络呈负相关。该研究进一步使用格兰杰因果分析(Granger causality analysis, GCA)的方法，发现大量的从额顶控制网络到默认网络和背侧注意网络的因果联系，证明额顶控制网络扮演着对默认网络和背侧注意网络的主动的调控者角色。总之，根据当前任务对注意指向的要求，额顶控制网络对默认网络和背侧注意网络间的信息平衡进行动态调控，从而保证认知加工高效完成。

4 问题与展望

综观上述，额顶控制网络动态调控默认网络和背侧注意网络的研究已取得了一定的成果，但同时也存在着一些不足和值得继续深入探讨的问题。

4.1 全脑信号回归对功能连接的影响

对于脑网络功能连接的分析，在数据预处理过程中是否去除全脑信号一直存在争议，一般会要求研究者同时呈现全脑信号回归和没有全脑信号回归后的数据结果。

fMRI 信号是根据血氧水平依赖（blood oxygen level dependent, BOLD）对比得到的，并不是对神经活动的直接测量，BOLD 信号是新陈代谢（CMRO2），血流（CBF）和血管体积（CBV）

复杂交互作用的结果(K. Murphy & Fox, 2017)。fMRI 信号的混淆因素都是全脑性的，例如头动、心率、呼吸、二氧化碳含量、血压和血管收缩，这些因素的变异会反映在全脑信号中 (K Murphy, Birn, & Bandettini, 2013)。使用全脑信号回归（Global signal regression, GSR），将全脑体素的平均信号作为广义线性模型中的一个回归量，以去除其相关变异，至少可以部分去除这些无关的全局混淆因素 (Desjardins, Kiehl, & Liddle, 2001; Macey, Macey, Kumar, & Harper, 2004)。尽管全脑信号反映了数据中的非神经混淆因素，但同时也包含了一些有价值的神经信号。例如，当噪声比较低时，全脑信号与默认网络的时间序列非常类似；并且，同步 EEG-fMRI 分析发现，全脑信号的幅度与 EEG 警觉测量呈现负相关(Wong, Olafsson, Tal, & Liu, 2013)，摄入咖啡能够显著减少全脑信号幅度，增加 EEG 测量的警觉性(K. Murphy & Fox, 2017; Wong, Olafsson, Tal, & Liu, 2012)。因此，全脑信号回归在剔除无关的非神经混淆因素的同时，也可能丢失掉一些有用的神经活动信息。

在功能连接的分析中，全脑信号回归会使相关的分布变得扭曲，导致结果难以解释。在不使用全脑信号回归时，全脑体素水平的连接性向正相关偏移，导致负相关减少。尽管使用全脑信号回归能够改善正相关的特异性，提高与结构连接的对应性，并且去除神经无关信号的全脑变异，例如呼吸、头动，但是全脑信号回归又会导致真实的负相关膨胀，出现虚假的负相关 (K Murphy, Birn, Handwerker, Jones, & Bandettini, 2009)。在早期默认网络和背侧注意网络负相关的研究中，通常都使用了全脑信号回归，有研究者质疑，默认网络和背侧注意网络间的负相关可能主要是全脑信号回归造成的假的负相关(Matthew L. Dixon et al., 2017)。目前关于全脑信号回归的使用并没有统一的定论，全脑信号回归的优势和弊端取决于具体的科学问题和实验设计，但是在解释实验结果时必须考虑到这一点。最近，许多研究者建议同时呈现使用全脑信号回归和不使用全脑信号回归的结果，以重复和验证实验结果，确保这些结果（尤其是负相关）不是由于预处理时全脑信号回归造成的。

4.2 脑网络定义上的一些认识误区

默认网络，也被称为默认模式网络或任务负网络。综合前面的证据可以发现，把默认网络命名“默认”和“任务负”网络并不恰当。首先，默认网络参与很多特定的认知任务，例如，回忆过去或者想象未来、场景构建、社会工作记忆等，并不仅仅是大脑在静息状态下的默认模式(Buckner, 2013)。其次，任务正网络中的额顶控制网络和默认网络之间并不总是对抗的关系，在内部注意指向的任务中两者是功能耦合的关系(Spreng, 2012)。

“默认”这一术语源于该网络在个体无任务的清醒、静息状态时，比如坐在椅子上发呆时，

仍存在较高的自发神经活动，这个自发活动被称为大脑的默认模式，暗示人脑在静息状态时“默认地”在使用这个网络。另外，默认网络被赋予“任务负网络”这一标签，是因为在很多目标指向的任务中，默认网络的活动常被抑制，即表现为去激活。Buckner 认为“默认”这个术语是不恰当的(Buckner, 2013)，越来越多研究表明，默认网络在很多特定的、目标指向的任务中是正激活的，例如，回忆某人的过去或者想象未来可能发生的事件、社会工作记忆、心理理论等(Meyer et al., 2012; Spreng & Grady, 2010)，因此，“默认”这个词只是部分涵盖了该网络众多的功能，继续使用“默认模式”的命名会在一定程度上限制对该网络功能的认识，容易让人忽略它在目标指向任务中的作用，误以为该网络只是静息状态下的默认模式。

任务负网络是 Fox 等人 2005 年基于静息态的研究命名的(M. D. Fox et al., 2005)。根据前面的证据，“任务负网络”这一标签对默认网络也是不合适的，因为该网络参与很多特定的内部指向的认知任务。Spreng 认为“任务负”这一术语会造成对默认网络功能角色的误导，使人们以为默认网络不参与特定目标任务的认知加工。Spreng 认为之所以把默认网络称为任务负网络，可能是因为混淆了“目标指向(goal-directed)”和“外部注意指向”这两个概念。然而，目标指向的任务不仅包含外部注意指向的任务，也包含内部注意指向的任务。例如，自传体规划任务同时包含内部指向的认知(如，想象未来的经历)和目标指向的认知(如，解决问题以实现个人目标)(Spreng et al., 2010)。社会工作记忆同时包含内部指向的认知(如，社会认知)和目标指向的认知。默认网络在内部注意指向的任务中是正激活的，所以把默认网络定性为任务无关是不准确的，阻碍了发现它在主动性任务条件中的角色(Spreng, 2012)。此外，基于前面的研究结果可以发现，任务正网络和默认网络之间并不总是反相关的关系。任务正网络并不单单是指背侧注意网络，额顶控制网络也包含其中(Fornito et al., 2012; M. D. Fox et al., 2005; Power et al., 2011)。在内部注意指向的任务中，额顶控制网络和默认网络的功能活动是正相关的，并且越来越多研究结果支持了这一结论(Andrews-Hanna, 2012; Spreng & Grady, 2010)。总之，将默认网络命名为“任务负网络”是不恰当的。

综合以上研究结论，默认网络主要参与内部注意指向的认知加工，因此把该网络定义为内部注意指向网络(internally-directed attention network，IAN)更加合理。随着大尺度脑网络研究的发展，网络间复杂的动态交互成为研究人类高级认知功能的一种重要途径。限于目前对脑网络认识的不够透彻，脑网络命名存在着诸多问题，例如命名不合理、领域内命名不统一等，都会阻碍脑网络研究的进步。因此，对这些功能脑网络进行恰当且规范地命名，有助于进一步认识脑网络各自的，以及网络间交互作用的功能意义。

4.3 默认网络和额顶控制网络包含功能分离的亚网络

随着研究的深入和细化，众多证据表明默认网络并不是均质的网络构造，而是具有层次特征的拓扑结构，可以进一步划分出功能分化的亚网络。Uddin 等人(2009)的研究发现，默认网络的节点后扣带回皮层、腹内侧前额叶皮层具有不一致的、分化的负相关网络。Fornito 等人(2012)证明默认网络可以基于当前背景任务，动态地重组成核心的和过渡型的模块，过渡型的模块用来促进默认网络与其他脑区之间的功能整合。Andrews-Hanna 等人(2010)使用层次聚类技术、图论分析、功能连接的方法将默认网络包含的 11 个脑区划分为中线核心区域和两个子系统：中线核心区域包括内侧前额叶皮层前部和后扣带回皮层，主要负责自我参照的情感决策；内侧颞叶子系统包括海马、海马旁回、压后皮层、后部顶下小叶、腹内侧前额叶皮层，该系统与依据记忆的心理场景构建有关；背内侧子系统包括背内侧前额叶皮层、颞顶联合处、外侧颞叶皮层、颞极，该系统与当前自我的心理状态有关。静息状态下两个子系统与核心区域都有高的相关性，但子系统之间相关性较低。随后也有研究者也把默认网络分为一个核心和两个子系统(Yeo et al., 2011)。尽管这些划分存在不一致之处，但这些研究结果都一致表明：默认网络内部具有不一致性(divergence)，包含多个亚网络成分。这些亚网络具体的功能分工，以及各自与任务正网络之间的功能交互关系都有待进一步探讨(Matthew L. Dixon et al., 2017)。

同样的，研究发现额顶控制网络也可以进一步被划分为功能分离的亚网络。例如前面提到过的，Spreng 等人(2013)发现额顶控制网络内部包含三种不同类型的节点：默认网络对齐(default-aligned)、背侧注意网络对齐(dorsal attention-aligned)和双对齐(dual-aligned)。在对默认网络和背侧注意网络之间的信息交互进行调控时，这三类节点各自扮演不同的角色。在 Seeley 等人(2007)的研究中，额顶控制网络被划分为功能分离的“突显网络”和“执行控制网络”。并且，突显网络被证明在执行控制网络和默认网络之间的动态转换中起到关键的和因果的角色(Cocchi, Zalesky, Fornito, & Mattingley, 2013; Sridharan, Levitin, & Menon, 2008)。Fornito 等人(2012)也发现额顶控制网络内部亚区域的功能分离，这些亚区域与默认网络之间显示出不同的功能交互模式。此外，Dixon (2017)等人使用层次聚类和机器学习分类的方法对额顶控制网络内部的功能连接模式进行分析，识别出额顶控制网络内部包含两个不同的子系统，这两个子系统展示出跟默认网络和背侧注意网络不同的功能连接模式。总之，随着研究的深入，各个网络内部将会受到更精细的功能划分。

近来，Cocchi 等人(2013)提出了一个新的认知控制模型，该模型指出：复杂的控制机制依赖于两个大尺度“亚系统”内部和之间功能耦合随任务的灵活改变，这两个亚系统由执行控制

网络、突显网络和默认网络组成。由此可以看出，各个脑网络内部和网络之间时刻在发生动态的功能重组，以适应当前任务的要求。传统的功能连接方法无法刻画大脑网络的动态性和方向性，效应连接(effective connectivity)主要考察一个脑区如何对另一个脑区进行作用，解决信息如何传递的问题，更强调脑区之间相互作用的方向性(Friston, 2011)。未来可借助“效应连接”的方法，同时考察信息传递随时间的动态变化，进一步探索脑网络内部和之间信息传递的源和汇等一系列动态变化过程。此外，将单个脑区进一步分割成功能异化的子区域，绘制更精细的大脑图谱，同时在宏观尺度上考察网络间的动态功能交互，将会更利于揭示认知活动背后的神经信息传递机制。

4.4 额顶控制网络：认知控制的灵活中心

最新的一些研究指出，额顶控制网络不仅仅是默认网络和背侧注意网络间功能交互的调控者，而是扮演着全脑所有网络的认知调控中心的角色，该网络可以根据任务要求灵活且快速地改变它与其他任务特异网络间功能连通性的强度和模式。

Niendam 等人(2012)通过元分析的方法，发现额顶控制网络(fronto–cingulo–parietal network)支持一系列不同的执行功能，包括工作记忆、计划、启动和抑制等。额顶控制网络之所以具有这样的功能适应性，可能是因为它包含一些灵活中心(flexible hubs)，即可以在不同的任务间灵活、快速地转换它们在全脑范围的功能连通性模式的脑区。Cole 等人(2013)通过多任务认知测试、任务态功能连通性分析、图论分析和机器学习等先进的技术手段，验证了这一假设，即额顶控制网络是认知控制的灵活中心。灵活中心中的脑区在某个时间与一个特定网络耦合，在另一个时间与另一个网络耦合。然而，目前的研究仍存在一些问题，例如，额顶控制网络和其它认知控制网络以及任务相关网络之间转换的是什么信息，通过哪些脑区或者亚网络来对其它网络进行调控，神经机制是什么，仍需进一步研究。

5 总结

大尺度脑网络是通过功能整合的方法从较宏观的层面探索脑的活动机制，与传统功能定位的方法相辅相成。默认网络、背侧注意网络和额顶控制网络在人脑的高级认知加工中发挥重要作用。根据任务对个体注意指向的要求，额顶控制网络灵活地调控默认网络和背侧注意网络的活动，从而更高效地分配注意资源。描述额顶控制网络的调控者角色以及该网络与其它网络是如何动态交互的，将会成为理解认知和结构-功能关系的神经基础以及在临床群体中提高预测和诊断能力的关键。本文主要综述了默认网络、背侧注意网络和额顶控制网络的神经解剖，及其

各自在内外部注意指向任务中的功能角色，同时指出三个脑网络研究中存在的不足以及未来研究需要深入探讨的问题，对于认识三个脑网络信息交互的神经机制具有一定的指导作用。

参考文献

Andrews-Hanna, J. R. (2012). The brain's default network and its adaptive role in internal mentation. *Neuroscientist, 18*(3), 251-270. doi: 10.1177/1073858411403316

Andrews-Hanna, J. R., Reidler, J. S., Sepulcre, J., Poulin, R., & Buckner, R. L. (2010). Functional-anatomic fractionation of the brain's default network. *Neuron, 65*(4), 550-562. doi: 10.1016/j.neuron.2010.02.005

Anticevic, A., Cole, M. W., Murray, J. D., Corlett, P. R., Wang, X. J., & Krystal, J. H. (2012). The role of default network deactivation in cognition and disease. *Trends Cogn Sci, 16*(12), 584-592. doi: 10.1016/j.tics.2012.10.008

Anticevic, A., Repovs, G., & Barch, D. M. (2013). Working memory encoding and maintenance deficits in schizophrenia: neural evidence for activation and deactivation abnormalities. *Schizophr Bull, 39*(1), 168-178. doi: 10.1093/schbul/sbr107

Beaty, R. E., Benedek, M., Kaufman, S. B., & Silvia, P. J. (2015). Default and Executive Network Coupling Supports Creative Idea Production. *Sci Rep, 5*, 10964. doi: 10.1038/srep10964

Beaty, R. E., Benedek, M., Silvia, P. J., & Schacter, D. L. (2016). Creative Cognition and Brain Network Dynamics. *Trends Cogn Sci, 20*(2), 87-95. doi: 10.1016/j.tics.2015.10.004

Bressler, S. L., & Menon, V. (2010). Large-scale brain networks in cognition: emerging methods and principles. *Trends Cogn Sci, 14*(6), 277-290.

Buckner, R. L. (2013). The brain's default network: origins and implications for the study of psychosis. *Dialogues Clin Neurosci, 15*(3), 351-358.

Buckner, R. L., Andrews-Hanna, J. R., & Schacter, D. L. (2008). The brain's default network: anatomy, function, and relevance to disease. *Ann N Y Acad Sci, 1124*, 1-38. doi: 10.1196/annals.1440.011

Campbell, K. L., Grady, C. L., Ng, C., & Hasher, L. (2012). Age differences in the frontoparietal cognitive control network: implications for distractibility. *Neuropsychologia, 50*(9), 2212-2223. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2012.05.025

Christoff, K., Gordon, A. M., Smallwood, J., Smith, R., & Schooler, J. W. (2009). Experience sampling during fMRI reveals default network and executive system contributions to mind wandering. *Proc Natl Acad Sci U S A, 106*(21), 8719-8724. doi: 10.1073/pnas.0900234106

Cocchi, L., Zalesky, A., Fornito, A., & Mattingley, J. B. (2013). Dynamic cooperation and competition between brain systems during cognitive control. *Trends Cogn Sci, 17*(10), 493-501.

Cole, M. W., Reynolds, J. R., Power, J. D., Repovs, G., Anticevic, A., & Braver, T. S. (2013). Multi-task connectivity reveals flexible hubs for adaptive task control. *Nat Neurosci, 16*(9), 1348-1355.

Cole, M. W., & Schneider, W. (2007). The cognitive control network: Integrated cortical regions with dissociable functions. *Neuroimage, 37*(1), 343-360.

Corbetta, M., Patel, G., & Shulman, G. L. (2008). The reorienting system of the human brain: from environment to theory of mind. *Neuron, 58*(3), 306-324.

Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nat Rev Neurosci, 3*(3), 201-215. doi: 10.1038/nrn755

Desjardins, A. E., Kiehl, K. A., & Liddle, P. F. (2001). Removal of confounding effects of global signal in functional MRI analyses. *Neuroimage, 13*(4), 751-758.

Dixon, M. L., Andrews-Hanna, J. R., Spreng, R. N., Irving, Z. C., Mills, C., Girn, M., & Christoff, K. (2017).

Interactions between the default network and dorsal attention network vary across default subsystems, time, and cognitive states. *Neuroimage, 147*, 632-649. doi: http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.12.073

Dixon, M. L., de la Vega, A., Mills, C., Andrews-Hanna, J., Spreng, R. N., Cole, M., & Christoff, K. (2017). Heterogeneity Within the Frontoparietal Control Network and its Relationship to the Default and Dorsal Attention Networks. *bioRxiv*. doi: 10.1101/178863

Dosenbach, N. U., Fair, D. A., Cohen, A. L., Schlaggar, B. L., & Petersen, S. E. (2008). A dual-networks architecture of top-down control. *Trends Cogn Sci, 12*(3), 99-105.

Dosenbach, N. U., Visscher, K. M., Palmer, E. D., Miezin, F. M., Wenger, K. K., Kang, H. C., . . . Petersen, S. E. (2006). A core system for the implementation of task sets. *Neuron, 50*(5), 799-812. doi: 10.1016/j.neuron.2006.04.031

Fornito, A., Harrison, B. J., Zalesky, A., & Simons, J. S. (2012). Competitive and cooperative dynamics of large-scale brain functional networks supporting recollection. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 109*(31), 12788-12793.

Fox, K. C., Spreng, R. N., Ellamil, M., Andrews-Hanna, J. R., & Christoff, K. (2015). The wandering brain: Meta-analysis of functional neuroimaging studies of mind-wandering and related spontaneous thought processes. *Neuroimage*. doi: 10.1016/j.neuroimage.2015.02.039

Fox, M. D., Corbetta, M., Snyder, A. Z., Vincent, J. L., & Raichle, M. E. (2006). Spontaneous neuronal activity distinguishes human dorsal and ventral attention systems. *Proc Natl Acad Sci U S A, 103*(26), 10046-10051. doi: 10.1073/pnas.0604187103

Fox, M. D., Snyder, A. Z., Vincent, J. L., Corbetta, M., Van Essen, D. C., & Raichle, M. E. (2005). The human brain is intrinsically organized into dynamic, anticorrelated functional networks. *Proc Natl Acad Sci U S A, 102*(27), 9673-9678. doi: 10.1073/pnas.0504136102

Friston, K. J. (2011). Functional and effective connectivity: a review. *Brain Connect, 1*(1), 13-36.

Gao, W., & Lin, W. (2012). Frontal parietal control network regulates the anti-correlated default and dorsal attention networks. *Hum Brain Mapp, 33*(1), 192-202.

Gerlach, K. D., Spreng, R. N., Gilmore, A. W., & Schacter, D. L. (2011). Solving future problems: default network and executive activity associated with goal-directed mental simulations. *Neuroimage, 55*(4), 1816-1824. doi: 10.1016/j.neuroimage.2011.01.030

Gerlach, K. D., Spreng, R. N., Madore, K. P., & Schacter, D. L. (2014). Future planning: default network activity couples with frontoparietal control network and reward-processing regions during process and outcome simulations. *Soc Cogn Affect Neurosci, 9*(12), 1942-1951. doi: 10.1093/scan/nsu001

Gerlach, K. D., Spreng, R. N., Madore, K. P., & Schacter, D. L. (2014). Future planning: default network activity couples with frontoparietal control network and reward-processing regions during process and outcome simulations. *Social cognitive and affective neuroscience*, nsu001.

Gordon, E. M., Stollstorff, M., Devaney, J. M., Bean, S., & Vaidya, C. J. (2012). Effect of dopamine transporter genotype on intrinsic functional connectivity depends on cognitive state. *Cereb Cortex, 22*(9), 2182-2196. doi: 10.1093/cercor/bhr305

Greicius, M. D., Srivastava, G., Reiss, A. L., & Menon, V. (2004). Default-mode network activity distinguishes Alzheimer's disease from healthy aging: evidence from functional MRI. *Proc Natl Acad Sci U S A, 101*(13), 4637-4642. doi: 10.1073/pnas.0308627101

Kaiser, R. H., Andrews-Hanna, J. R., Wager, T. D., & Pizzagalli, D. A. (2015). Large-Scale Network Dysfunction in Major Depressive Disorder: A Meta-analysis of Resting-State Functional Connectivity. *JAMA Psychiatry, 72*(6), 603-611. doi: 10.1001/jamapsychiatry.2015.0071

Koshino, H., Minamoto, T., Yaoi, K., Osaka, M., & Osaka, N. (2014). Coactivation of the Default Mode Network regions and Working Memory Network regions during task preparation. *Sci Rep, 4*, 5954. doi: 10.1038/srep05954

Macey, P. M., Macey, K. E., Kumar, R., & Harper, R. M. (2004). A method for removal of global effects from fMRI time series. *Neuroimage, 22*(1), 360.

Mars, R. B., Neubert, F. X., Noonan, M. P., Sallet, J., Toni, I., & Rushworth, M. F. (2012). On the relationship between the "default mode network" and the "social brain". *Front Hum Neurosci, 6*, 189. doi: 10.3389/fnhum.2012.00189

Menon, V. (2011). Large-scale brain networks and psychopathology: a unifying triple network model. *Trends Cogn Sci, 15*(10), 483-506. doi: 10.1016/j.tics.2011.08.003

Meyer, M. L., Spunt, R. P., Berkman, E. T., Taylor, S. E., & Lieberman, M. D. (2012). Evidence for social working memory from a parametric functional MRI study. *Proc Natl Acad Sci U S A, 109*(6), 1883-1888. doi: 10.1073/pnas.1121077109

Mulders, P. C., van Eijndhoven, P. F., Schene, A. H., Beckmann, C. F., & Tendolkar, I. (2015). Resting-state functional connectivity in major depressive disorder: A review. *Neurosci Biobehav Rev, 56*, 330-344. doi: 10.1016/j.neubiorev.2015.07.014

Murphy, K., Birn, R. M., & Bandettini, P. A. (2013). Resting-state FMRI confounds and cleanup. *Neuroimage, 80*(1), 349-359.

Murphy, K., Birn, R. M., Handwerker, D. A., Jones, T. B., & Bandettini, P. A. (2009). The impact of global signal regression on resting state correlations: are anti-correlated networks introduced? *Neuroimage, 44*(3), 893-905.

Murphy, K., & Fox, M. D. (2017). Towards a consensus regarding global signal regression for resting state functional connectivity MRI. *Neuroimage, 154*, 169-173. doi: 10.1016/j.neuroimage.2016.11.052

Newton, A. T., Morgan, V. L., Rogers, B. P., & Gore, J. C. (2011). Modulation of steady state functional connectivity in the default mode and working memory networks by cognitive load. *Hum Brain Mapp, 32*(10), 1649-1659. doi: 10.1002/hbm.21138

Niendam, T. A., Laird, A. R., Ray, K. L., Dean, Y. M., Glahn, D. C., & Carter, C. S. (2012). Meta-analytic evidence for a superordinate cognitive control network subserving diverse executive functions. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience, 12*(2), 241-268.

Ossandon, T., Jerbi, K., Vidal, J. R., Bayle, D. J., Henaff, M. A., Jung, J., . . . Lachaux, J. P. (2011). Transient suppression of broadband gamma power in the default-mode network is correlated with task complexity and subject performance. *J Neurosci, 31*(41), 14521-14530. doi: 10.1523/jneurosci.2483-11.2011

Power, J. D., Cohen, A. L., Nelson, S. M., Wig, G. S., Barnes, K. A., Church, J. A., . . . Schlaggar, B. L. (2011). Functional network organization of the human brain. *Neuron, 72*(4), 665-678.

Raichle, M. E., MacLeod, A. M., Snyder, A. Z., Powers, W. J., Gusnard, D. A., & Shulman, G. L. (2001). A default mode of brain function. *Proc Natl Acad Sci U S A, 98*(2), 676-682. doi: 10.1073/pnas.98.2.676

Sambataro, F., Murty, V. P., Callicott, J. H., Tan, H. Y., Das, S., Weinberger, D. R., & Mattay, V. S. (2010). Age-related alterations in default mode network: impact on working memory performance. *Neurobiol Aging, 31*(5), 839-852. doi: 10.1016/j.neurobiolaging.2008.05.022

Seeley, W. W., Menon, V., Schatzberg, A. F., Keller, J., Glover, G. H., Kenna, H., . . . Greicius, M. D. (2007). Dissociable intrinsic connectivity networks for salience processing and executive control. *J Neurosci, 27*(9), 2349-2356. doi: 10.1523/JNEUROSCI.5587-06.2007

Smallwood, J., Brown, K., Baird, B., & Schooler, J. W. (2012). Cooperation between the default mode network and the frontal-parietal network in the production of an internal train of thought. *Brain Res,*

1428, 60-70. doi: 10.1016/j.brainres.2011.03.072

Spreng, R. N. (2012). The fallacy of a "task-negative" network. *Front Psychol, 3*, 145. doi: 10.3389/fpsyg.2012.00145

Spreng, R. N., & Grady, C. L. (2010). Patterns of brain activity supporting autobiographical memory, prospection, and theory of mind, and their relationship to the default mode network. *Journal of Cognitive Neuroscience, 22*(6), 1112-1123.

Spreng, R. N., & Schacter, D. L. (2011). Default Network Modulation and Large-Scale Network Interactivity in Healthy Young and Old Adults. *Cerebral Cortex, 22*(11), 2610-2621. doi: 10.1093/cercor/bhr339

Spreng, R. N., Sepulcre, J., Turner, G. R., Stevens, W. D., & Schacter, D. L. (2013). Intrinsic architecture underlying the relations among the default, dorsal attention, and frontoparietal control networks of the human brain. *Journal of Cognitive Neuroscience, 25*(1), 74-86.

Spreng, R. N., Stevens, W. D., Chamberlain, J. P., Gilmore, A. W., & Schacter, D. L. (2010). Default network activity, coupled with the frontoparietal control network, supports goal-directed cognition. *Neuroimage, 53*(1), 303-317. doi: 10.1016/j.neuroimage.2010.06.016

Sridharan, D., Levitin, D. J., & Menon, V. (2008). A critical role for the right fronto-insular cortex in switching between central-executive and default-mode networks. *Proc Natl Acad Sci U S A, 105*(34), 12569-12574. doi: 10.1073/pnas.0800005105

Uddin, L. Q., Kelly, A. M., Biswal, B. B., Castellanos, F. X., & Milham, M. P. (2009). Functional connectivity of default mode network components: correlation, anticorrelation, and causality. *Hum Brain Mapp, 30*(2), 625-637. doi: 10.1002/hbm.20531

Vincent, J. L., Kahn, I., Snyder, A. Z., Raichle, M. E., & Buckner, R. L. (2008). Evidence for a frontoparietal control system revealed by intrinsic functional connectivity. *J Neurophysiol, 100*(6), 3328-3342. doi: 10.1152/jn.90355.2008

Vossel, S., Geng, J. J., & Fink, G. R. (2014). Dorsal and Ventral Attention Systems: Distinct Neural Circuits but Collaborative Roles. *The Neuroscientist, 20*(2), 150-159. doi: 10.1177/1073858413494269

Weissman, D., Roberts, K., Visscher, K., & Woldorff, M. (2006). The neural bases of momentary lapses in attention. *Nat Neurosci, 9*(7), 971-978.

Wen, X., Liu, Y., Yao, L., & Ding, M. (2013). Top-down regulation of default mode activity in spatial visual attention. *J Neurosci, 33*(15), 6444-6453. doi: 10.1523/jneurosci.4939-12.2013

Wong, C. W., Olafsson, V., Tal, O., & Liu, T. T. (2012). Anti-correlated networks, global signal regression, and the effects of caffeine in resting-state functional MRI. *Neuroimage, 63*(1), 356-364. doi: 10.1016/j.neuroimage.2012.06.035

Wong, C. W., Olafsson, V., Tal, O., & Liu, T. T. (2013). The amplitude of the resting-state fMRI global signal is related to EEG vigilance measures. *Neuroimage, 83*, 983-990. doi: 10.1016/j.neuroimage.2013.07.057

Xin, F., & Lei, X. (2015). Competition between frontoparietal control and default networks supports social working memory and empathy. *Soc Cogn Affect Neurosci*. doi: 10.1093/scan/nsu160

Yeo, B. T., Krienen, F. M., Sepulcre, J., Sabuncu, M. R., Lashkari, D., Hollinshead, M., . . . Buckner, R. L. (2011). The organization of the human cerebral cortex estimated by intrinsic functional connectivity. *J Neurophysiol, 106*(3), 1125-1165. doi: 10.1152/jn.00338.2011

Large-scale brain network interactions supporting externally and internally directed cognition

Abstract: Numerous evidence has indicated that the high-level cognitive functions are not carried out by isolated operation of single brain area, but through the dynamic interactions between multiple large-scale brain networks. Among them, frontoparietal control network plays a pivotal gate-keeping role in goal-directed cognition, modulating the dynamic balance between the dorsal attention network and default network. Dorsal attention network is mainly responsible for the external top-down attention-oriented and visual space perception. The default network is considered to support internally oriented and self-referential mental processes. By selectively cooperating with the default network or dorsal attention network according to the attentional demands of the task, the frontoparietal control network may serve as a cortical mediator linking the two networks to support adaptive cognitive processes. Regarding these three large-scale brain networks, there are still some debates in the nodes (regions), the functional characterization and interactive relationship. Future research needs to further explore the functional roles of the subsystems within each network, and use the effective connectivity method to examine the direction and dynamics of the information transmission within and between networks.

Key Words: brain network; frontoparietal control network; default network; dorsal attention network